

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

ИССЛЕДОВАНИЕ ПО ФЕНОГЕНЕТИКЕ ПРИЗНАКОВ ПОВЕДЕНИЯ У СОБАК

Биол. журн. 1938. Т. 7, № 4. С. 869-892.

Оглавление

Введение

Рабочая гипотеза

Методика и результаты определения возбудимости гибридов

Данные по наследственности оборонительных реакций

Пассивно-оборонительная реакция

Активно-оборонительная реакция

О взаимоотношении наследования и активно-оборонительных реакций

Опыты по искусственному изменению возбудимости

Взаимоотношение между пассивно-оборонительной реакцией и возбудимостью

Методика

Опыты

Влияние внешних условий на пассивно-оборонительную реакцию

Заключение

ВВЕДЕНИЕ

Дарвин, останавливаясь на инстинктивной деятельности животных, указывал на естественный отбор как на направляющую причину ее возникновения и развития. Подойдя к сложному и наиболее запутанному вопросу поведения животных, Дарвин применял к нему те же категории, какие применялись к признакам строения животных. Дарвин впервые со всей ясностью показал, что поведение подчиняется тем же закономерностям, что и организм животного в целом. И это положение, следующее из работ Дарвина, о том, что признаки поведения можно изучать теми же методами, какими изучаются все телесные особенности организма, было окончательно и блестяще доказано Павловым и его школой.

Л.В. Крушинский

**ИССЛЕДОВАНИЕ ПО
ФЕНОГЕНЕТИКЕ
ПРИЗНАКОВ
ПОВЕДЕНИЯ У СОБАК**

*Биол. журн. 1938. Т. 7, № 4. С.
869-892.*

Оглавление

Введение

Рабочая гипотеза

Методика и результаты

определения возбудимости гибридов

Данные по наследственности

оборонительных реакций

Пассивно-оборонительная

реакция

Активно-оборонительная

реакция

О взаимоотношении

наследования и активно-

оборонительных реакций

Опыты по искусственному

изменению возбудимости

Взаимоотношение между

пассивно-оборонительной реакцией

и возбудимостью

Методика

Опыты

Влияние внешних условий на
пассивно-оборонительную реакцию

Заключение

ВВЕДЕНИЕ

Дарвин, останавливаясь на инстинктивной деятельности животных, указывал на естественный отбор как на направляющую причину ее возникновения и развития. Подойдя к сложному и наиболее запутанному вопросу поведения

животных, Дарвин применял к нему те же категории, какие применялись к признакам строения животных. Дарвин впервые со всей ясностью показал, что поведение подчиняется тем же закономерностям, что и организм животного в целом. И это положение, следующее из работ Дарвина, о том, что признаки поведения можно изучать теми же методами, какими изучаются все телесные особенности организма, было окончательно и блестяще доказано Павловым и его школой.



Рис. 1 . Родословная № 1.

Указанные в рисунке обозначения относятся ко всем родословным. 1 – пассивно-оборонительная реакция; 2 – активно-оборонительная реакция; 3 – одновременное наличие обеих оборонительных реакций; 4 – отсутствие обеих оборонительных реакций

Школа Павлова дала четкий анализ закономерностей, наблюдающихся в коре больших полушарий животного. Но остается еще большая группа прирожденных

особенностей поведения, которую нельзя всецело изучить физиологическими методами, которую необходимо изучать в ее историческом возникновении, а одним из таких методов является метод генетического анализа и изучения наследственного осуществления признаков поведения.

Настоящая работа ставит целью при помощи синтеза физиологического и генетического методов исследовать фенотипическое проявление и выражение оборонительных реакций у собак.

Несколько лет назад я

столкнулся с интересным явлением. Речь идет о проявлении резко выраженной пассивно-оборонительной реакции (трусости) у гибридов первого поколения, получившегося от скрещивания гиляцких лаек с немецкими овчарками. Три кобеля гиляцких лаек, привезенные из районов р. Амур, не обладавшие пассивно-оборонительной реакцией (трусостью), скрещивались три последующих года с различными немецкими овчарками, также не обладавшими данной реакцией поведения (имевшими активно-оборонительную реакцию —

злость); они дали потомство в количестве 25 экз. с явно выраженной пассивно-оборонительной реакцией (родословная № 1) (рис. 1). Поведение получившихся гибридов весьма характерно: при подходе незнакомого лица собаки быстро убегали с поджатым хвостом и прижатыми ушами, забивались в темный угол; зрачки у них сильно расширялись, мускулатура титанически напрягалась, наблюдался ясно выраженный тремор, температура тела поднималась, доходя в некоторых случаях до 40°.

Такое поведение характерно для большинства гибридов, но у некоторых из них все эти симптомы трусости выражены менее резко. Относить данную реакцию поведения всецело за счет условий воспитания было трудно, так как собаки других пород, воспитывающиеся в тех же условиях, ею или не обладали, или обладали в менее резко выраженной форме. Подобное проявление резко выраженной трусости по отношению к человеку мне удалось наблюдать у гибридов волка с собакой, находящихся в Московском зоопарке. Эти гибриды были гораздотрусливее,

чем обычные волки, Относительно гибридов волков с собаками у практиков собаководов имеется совершенно определенное мнение о постоянном проявлении у них более резко выраженной трусости, чем у волков.

Адамец указывает также на наблюдение овцеводов Патагонии, что склонность к одичанию наиболее характерна для гибридов овчарок. Все это наводит на мысль, что во всех этих случаях наблюдается возникновение в результате гибридизации какого-то типа нервной деятельности, обуславливающей наиболее резкое

выражение определенной реакции поведения. В настоящей работе сделана попытка более подробно проанализировать причину возникновения оборонительных реакций у собак.

РАБОЧАЯ ГИПОТЕЗА

Возникновение пассивно-оборонительной реакции в потомстве при скрещивании гиляцких лаек с немецкими овчарками, с одной стороны, и более резкое проявление трусости от скрещивания волка с собаками — с

другой, наводят на мысль о том, что в обоих случаях мы имеем дело с явлением одного и того же порядка. В случае гибридов волка с собакой мы имеем все основания предполагать, что трусость унаследована ими от волков (так как сами волки обладают ею) и только каким-то образом усиливается в результате гибридизации. Общим, бросившимся мне в глаза при сопоставлении обоих типов скрещиваний, явилась малая возбудимость волков и гиляцких лаек по сравнению с обычными породами собак.

Описание возбудимых собак мы

берем у И.П. Павлова: «Это животные в высшей степени суетливые, все обнюхивающие, все рассматривающие, быстро реагирующие на малейшие звуки при знакомстве с людьми, а знакомятся они очень легко, надоедливые своей навязчивостью, которых ни окриками, ни легкими ударами не удастся усмирить». С этими свойствами сочетается чрезмерная легкость возникновения у этих собак голосовой реакции, малейшее возбуждение вызывает обычно взрыв визга, лая. Кроме того, следует отметить хаотичность, беспорядочность движений,

возникающих у них при любом возбуждении. Противоположностью возбудимых собак являются спокойные, флегматичные животные, у которых трудно вызвать бурные взрывы возбуждения. Поведение таких животных характеризуется отсутствием общей экспансивности, присущей возбудимым собакам. Вот именно к этому (маловозбудимому) типу я отношу волка, и наиболее резко это выражено у гиляцких лаек. В случае скрещивания волков с собаками резкое выражение трусости у гибридов я объясняю тем, что от волков наследуется пассивно-оборонительная реакция, а от собак —

повышенная возбудимость. В этой комбинации оборонительной реакции с повышенной возбудимостью нервной системы происходит усиление ее выражения, что проявляется в большей трусости гибридов по сравнению с волками. При приложении этой схемы к случаю скрещивания гиляцких лаек с немецкими овчарками мы сталкиваемся с некоторыми трудностями ввиду того, что ни у гиляцких лаек, ни у немецких овчарок, употреблявшихся в данном скрещивании, нет заметно выраженной пассивно-оборонительной реакции. Малая

возбудимость гилацких лаек привела к предположению, что у них имеется в скрытом состоянии пассивно-оборонительная реакция, не выявляющаяся ввиду малой возбудимости этих собак. При их скрещивании с возбудимыми немецкими овчарками возникает такая же комбинация, как и в случае скрещивания волков с собаками: комбинация пассивно-оборонительной реакции с повышенной возбудимостью, что приводит к резкому выражению трусости у гибридов.

Обозначая пассивно-оборонительную реакцию (трусость)

через Т, отсутствие трусости через т,
повышенную возбудимость через В и
малую возбудимость через в, имеем в
случае скрещиваний

	Волков		собаками:
	Волк		собака
	ввТТ	X	ВВтт

Малая возбудимость	Повышенная возбудимость
Незначительная трусость	Отсутствие трусости

Гибриды
ВвТт

Повышенная возбудимость
Резко выраженная трусость

Гиляцких лаек с немецкими

овчарками:

Гиляцкая лайка		Немецкая овчарка
----------------	--	---------------------

	ВВТТ	X	ВВтт
--	------	---	------

Малая возбудимость	Повышенная возбудимость
Нетрусливая	Нетрусливый

Гибриды

ВВТт

Повышенная возбудимость
Резко выраженная трусость

Итак, основными допущениями, сделанными в данной схеме, являются, во-первых, предположение о возможности наследования пассивно-оборонительной реакции и повышенной возбудимости, во-вторых, предположение, что определенная реакция поведения, в данном случае пассивно-оборонительная, в своем фенотипическом проявлении и выражении зависит от определенной степени возбудимости животного и в случае малой его возбудимости может совершенно не проявиться.

Для оправдания этой гипотезы была предпринята работа в трех

направлениях: 1) проверка того, являются ли действительно гибриды от скрещивания гиляцких лаек с немецкими овчарками возбудимыми; 2) проверка того, может ли пассивно-оборонительная реакция быть обусловлена наследственностью и каков характер этого наследования; 3) проверка предложенной рабочей гипотезы, согласно которой гиляцкие лайки обладают пассивно-оборонительной реакцией путем искусственного изменения их возбудимости.

В следующей части изложен фактический материал и результаты проведенной работы в трех

указанных направлениях.

МЕТОДИКА И РЕЗУЛЬТАТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ ГИБРИДОВ

Пассивно-оборонительная реакция гибридов гиляцких лаек и немецких овчарок выражена, как было указано выше, очень резко. Приближение незнакомого человека к клетке, в которой находится собака,

вызывает резко выраженную пассивно-оборонительную реакцию, подавляющую проявление остальных реакций поведения животного, что чрезвычайно затрудняет определение общей возбудимости. Необходимо было преодолеть это затруднение. Замечено, что гибриды, как и вообще все собаки с пассивно-оборонительной реакцией, совершенно не боятся постоянно ухаживающего за ними человека. В его присутствии, если нет никого постороннего, они ведут себя как собаки, не обладающие пассивно-оборонительной реакцией. Поэтому было решено использовать хозяина в

качестве раздражителя для определения возбудимости.

Таблица 1. Наследование возбудимости у гибридов гиляцких лаек (отец) и немецких овчарок (мать)

Отцы		Матери	
Кличка	Возбудимость	Кличка	Возбу
Чаур	в	Аза	В1
Чаур	в	Кармен	В1

Чаур	в	Анита	Возбу
Чавркин	в	Кармен	В1
Чабуш	в	Альма	В1

--	--	--	--

Большинство собак бурно встречают приход хозяина, впадая в сильное возбуждение, выражающееся в лае, визге, бегании, прыганий на него. В то же время имеются собаки, довольно спокойно реагирующие на приход хозяина, почти не впадающие в возбуждение. Конечно, можно предположить, что различная степень реакции собаки на приход хозяина зависит от ее привязанности к нему. Но мне кажется, что это имеет меньшее значение по сравнению со степенью возбудимости собаки, так как

возбудимые особи без оборонительных реакций бурно встречают приход даже незнакомого человека, впадая в сильное возбуждение.

Отсюда мне кажется возможным пользоваться хозяином в качестве раздражителя для определения возбудимости собаки. Так как гибриды не боятся хозяина и ведут себя с ним совершенно свободно, наблюдая за их поведением при приходе хозяина (из такого места, чтобы собаки не подозревали о присутствии наблюдателя), можно составить представление о степени их возбудимости.

Условно, по реакции на приход хозяина, мы разбили собак по возбудимости на три группы: 1) собак сильно возбудимых (обозначаемых В1); 2) собак средне возбудимых (обозначаемых В2); 3) собак мало возбудимых (обозначаемых В).

Конечно, метод такого определения возбудимости, основанный на субъективной оценке, являлся далеко не безукоризненным по своей точности, но он был возможным в тех условиях, в которых проводилась работа, и, кроме того, освобождал от тормозного влияния на поведение собаки со стороны

пассивно-оборонительного рефлекса.

В табл. 1 приведены данные результатов определения возбудимости гиляцких лаек, немецких овчарок и их гибридов.

Из этой таблицы видно, что все гибриды оказались или подобно немецким овчаркам сильно возбудимыми, или средне возбудимыми, но все они были возбудимее своих отцов — гиляцких лаек. Этот факт вполне согласуется с рабочей гипотезой о том, что гибриды наследуют возбудимость от своих матерей — немецких овчарок. Что в данном случае имелось наследование повышенной

возбудимости, кажется весьма вероятным, тем более что литературные данные согласуются с нашим материалом. Так, Адамец указывает на наследование у собаки повышенной возбудимости, нервозности как неполного доминантного признака. Ссылаясь на работы Гофмана, он отмечает, что горячий возбудимый темперамент у лошадей наследуется как доминантный признак.

Какой тип наследования был в нашем случае у гибридов гиляцких лаек и немецких овчарок, полного или частичного доминирования возбудимости, является для данной

работы не столь актуальным. Для подтверждения рабочей гипотезы важно только, что гибриды оказались более возбудимыми, чем гиляцкие лайки.

Итак, на первый пункт принятой рабочей гипотезы о большей возбудимости гибридов, чем их отцов — гиляцких лаек, на основании приведенного материала можно ответить утвердительно.

Данные по наследственности оборонительных реакций

Для доказательства второго положения нашей рабочей гипотезы о возможности наследования пассивно-оборонительной реакции было необходимо исследовать, наследуется ли пассивно-оборонительная реакция у собак и в положительном случае установить способ ее наследования.

Материалом для этого послужили 300 собак (главным образом немецкие овчарки и эрдельтерьеры, принадлежащие как ведомственным питомникам, так и частным лицам). Так как, согласно нашей рабочей гипотезе, у мало возбудимых собак пассивно-

оборонительная реакция может не проявляться, что может очень затруднить картину наследования, нами были взяты наиболее возбудимые породы и пометы, чтобы избежать возможности непроявления пассивно-оборонительной реакции у мало возбудимых собак.

Как было сказано выше, несколько гибридов обладали наряду с явно выраженной пассивно-оборонительной и активно-оборонительной реакцией. Это наводило на мысль, что она была ими унаследована от их матерей — немецких овчарок, которые обладали этой реакцией.

Для проверки этого предположения учитывалось также при сборе генетического материала и наличие активно-оборонительного рефлекса.

При сборе генетического материала я столкнулся со следующим затруднением; было трудно у очень трусливых особей обнаружить наличие активно-оборонительной реакции. И наоборот, у очень злобных особей трудно было обнаружить наличие пассивно-оборонительной реакции.

До сих пор, насколько мне известно, работ по наследованию безусловных рефлексов у собак очень

мало, несмотря на то, что у них имеется большое разнообразие различных реакций поведения. Можно указать на небольшую работу Уитней (Whitney, 1929), в которой исследовалось наследование гона (trAil bArking) собак. Работа произведена на очень небольшом материале, но все же автор считает, что тенденция к лаю на следу зверя наследуется как доминантный признак. Но, несмотря на то что от скрещивания с гончими всегда рождается лающее на следу зверя потомство, интонация лая, характерная для гончих, не наследуется.

Хемфри и Уорнер (Humphrey, Warner, 1934) изучали наследование признаков поведения, и в частности оборонительных реакций у собак. На основании своих данных они приходят к выводу, что боязнь сильных звуков (ear sensitivity) и сильных тактильных раздражителей (body sensitivity) являются независимыми наследственными признаками, определяющимися рецессивными факторами, зависимыми в значительной степени в своем проявлении от условий предшествующей жизни собаки.

На других животных по наследованию оборонительных

реакций имеется также некоторое количество работ. В основном эти работы произведены на крысах и мышах. Иеркс (Yerkes, 1913), проводя работу на крысах ,считает, что злобность, дикость и трусость являются наследственными признаками.

Кобурн (Coburn, 1922), работая на мышах и имея большой материал (1300 особей), пришел к выводу о возможности наследования «дикости» по менделевской схеме. Он считает, что этот признак определяется не одним, а несколькими наследственными факторами.

Садовникова-Кольцова (1925, 1928, 1931), работая с крысами, показала различное поведение в лабиринте животных, происходящих от диких и ручных крыс.

Даусен (DAwson, 1932) работал с наследованием «дикости» и «одомашненности» у мышей. На большом материале (3376 животных), применяя точную методику учета интенсивности реакций, автор показал, что «дикость» является у мышей обычным доминантным менделевским признаком, на выражение которого влияет несколько модификаторов. В этой

работе получены цифры, столь близкие к ожидаемым, что не остается сомнения в правильности вывода автора.

Филипс (Phillips, 1912), скрещивая различные породы уток, показал, что пугливость у них обуславливается генетически, но значительное влияние оказывают также и условия содержания. Таким образом, эти, хотя и немногочисленные, работы указывают на возможность наследования оборонительных реакций у различных животных, в частности у собак.

ПАССИВНО- ОБОРОНИТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ

Пассивно-оборонительная

реакция не является чем-то однородным: разные собаки могут проявлять пассивно-оборонительную реакцию на весьма различные раздражители.

В настоящей работе учитывался специфический тип пассивно-оборонительной реакции по отношению к незнакомому человеку. В качестве раздражителя для ее выявления я пользовался собой как

незнакомым лицом для собак. Почти всех собак генетического материала данной работы я обследовал сам. Несколько собак хотя я сам и не видел, но имею о них совпадающие сведения от нескольких лиц, так что, очевидно, сомневаться в их правильности не приходится.

Собирая материал по наследованию пассивно-оборонительной реакции, я столкнулся с большими затруднениями, так как у собак наблюдается очень большая изменчивость по этому признаку. Между собаками, панически боящимися людей, и собаками с едва

заметно выраженной трусостью имеется непрерывный ряд переходов. Выделить среди трусливых собак какие-либо константные группы по степени проявления пассивно-оборонительной реакции весьма затруднительно, так как все эти группы соединены бесчисленными переходами.

Более четко можно разделить собак на обладающих пассивно-оборонительной реакцией и не обладающих ею, но и то попадаются особи, у которых оборонительная реакция выражена столь слабо, что затрудняешься, отнести ли эту собаку к группе с пассивно-оборонительной

реакцией или без нее. Пометы с такими особями я старался исключать из обрабатываемого материала; мной обрабатывались пометы с достаточно выраженной трусостью (то же делалось и при сборе материала по активно-оборонительной реакции), но, конечно, несмотря на это, при отнесении собаки в ту или другую группу возможны ошибки, вызванные субъективной оценкой, которой определялись данные реакции поведения.

Таким образом, в настоящей работе генетический материал разбит на две группы: на собак,

обладающих пассивно-оборонительной реакцией, и на собак, не обладающих ею, не учитывая интенсивности ее проявления.

Таблица 2. Скрещивание пассивно-оборонительных особей

Родители	Число потомков	
	с пассивно-оборонительной реакцией	без оборонительной реак
С пассивно-оборонительной реакцией Х с пассивно-оборонительной	45	4

В табл. 2 сведены данные по скрещиванию между собой собак, обладающих пассивно-оборонительной реакцией. Как видно, подавляющее большинство потомства пассивно-оборонительных собак обладают также этой реакцией. Допуская, что пассивно-оборонительная реакция является преобладающим признаком, рождение 4 нетрусливых особей можно объяснить результатом расщепления.

Таблица 4. Скрещивание собак без пассивно-оборонительной

реакции между собой

Родители	Число потомков	
	с пассивно-оборонительной реакцией	без оборонительной реак
	9	52
Без пассивно-оборонительной реакции Х без пассивно-оборонительной реакции		

Из табл. 4 видно, что от скрещивания нетрусливых особей между собой рождаются большинство нетрусливых потомков.

Возникновение при этом некоторого числа трусливых особей, по всей вероятности, следует отнести за счет фенотипически возникающей трусости в результате плохих условий содержания (о возможности ее проявления будет сказано ниже). Подводя итоги всему сказанному выше, можно, как нам кажется, с большой вероятностью говорить о том, что наследственность принимает участие при возникновении пассивно-оборонительной реакции или склонности к ее появлению у собак*.

Приведенные данные говорят также о возможности наследования

пассивно-оборонительной реакции как доминантного (или неполностью доминантного признака), но все же различные условия содержания собак, отсутствие точной объективной методики учета заставляют делать подобные выводы с большой осторожностью.

*Возможно, наследуется не пассивно-оборонительная реакция собак, а слабый тип нервной системы, и лишь на его фоне развивается пассивно-оборонительное поведение.

АКТИВНО-

ОБОРОНИТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ

При учете собак с активно-оборонительной реакцией мы столкнулись с большим затруднением: выше уже отмечалось, что имеется непрерывный ряд переходов от собак с наличием пассивно-оборонительной реакции к собакам без таковой. Для активно-оборонительной реакции провести границу между собаками с наличием этой реакции и без нее еще труднее. От собак, непродолжительно лающих только при дразнении, и до собак с

резко выраженной активно-оборонительной реакцией, кидающихся на всякого незнакомого человека, имеется непрерывный ряд переходов. Поэтому индикатором на злобность у нас являлось не облаивание собакой незнакомого лица, а наличие у нее хватки, т.е. попыток укусить незнакомого человека. Некоторые собаки с наличием хватки при подходе к ним незнакомого человека не выражают попыток нападения на него, но стоит только сделать резкое движение или замахнуться, как собака сейчас же бросается, пытаясь укусить. И наоборот, встречаются особи,

которые лают при подходе незнакомого человека, но при приближении и даже дразнении не делают попыток к кусанию. Но обычно обе эти реакции – облаивание и хватка – встречаются вместе. Собак с наличием хватки легко можно выделить в особую группу; эта группа резко отграничена от другой группы, в которую входят все остальные собаки.

Итак, в приведенном ниже генетическом материале под активно-оборонительными собаками обозначены собаки с наличием хватки.

Таблица 5. Скрещивание

активно-оборонительных собак

Родители	Число потомков	
	с активно-оборонительной реакцией	без оборонительной реак
С активно-оборонительной реакцией Х с активно-оборонительной реакцией	21	2

В табл. 5 приведены данные по скрещиванию собак, обладающих активно-оборонительной реакцией, между собой. Как видно, от скрещивания собак с активно-

оборонительной реакцией рождаются щенята как с активно-оборонительной реакцией, так и без нее. Рождение в этих скрещиваниях собак без активно-оборонительной реакции можно объяснить результатом расщепления, принимая активно-оборонительную реакцию за доминантный признак.

Таблица 6. Скрещивание собак с активно-оборонительной реакцией с собаками без активно-оборонительной реакции

Родители	Число потомков	
	с активно-оборонительной	без обор

	реакцией	реак
С активно-оборонительной реакцией	42	28
Х без активно-оборонительной реакции		

В табл. 6 приведены данные по скрещиванию собак, обладающих активно-оборонительной реакцией, с собаками, не имеющими этой реакции. Как видно, данные этой таблицы также не противоречат допущению о наследовании активно-оборонительной реакции как доминантного признака.

Скрещивание между собой

особей, не имеющих активно-оборонительной реакции, давало также рождение собак без активно-оборонительной реакции (табл. 7).

Таблица 7. Скрещивание собак без активно-оборонительной реакции

Родители	Число потомков	
	с активно-оборонительной реакцией	без оборонительной реак
Без активно-оборонительной реакцией Х без активно-оборонительной	0	28

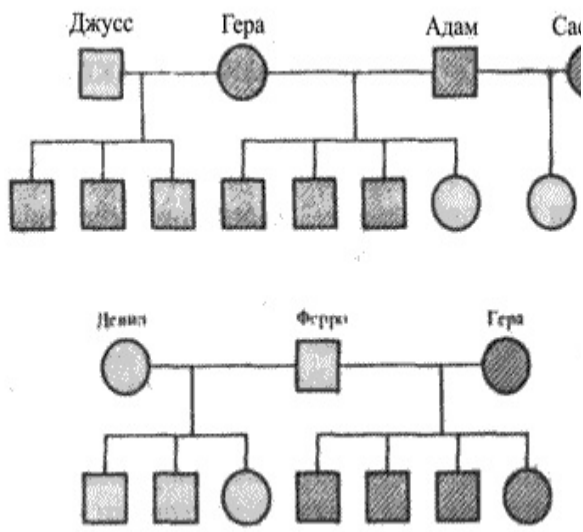


Рис. 2. Родословные № 31 (наверху) и № 32 (внизу)

Итак, приведенные данные говорят о вероятности наследования ивно-оборонительной реакции доминантного признака (рис. 2). Но дословная № 31, 32) (рис. 2). Но сь следует сказать то же, что было зано относительно наследования сивно-оборонительной реакции: отсутствие точной объективной методики и разные условия ержания не позволяют сделать вывод с полной категоричностью.

О ВЗАИМООТНОШЕНИИ НАСЛЕДОВАНИЯ

И АКТИВНО- ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ

По форме проявления пассивно — и активно-оборонительные реакции существенно различаются. Первая выражается в убегании животного, вторая — в нападении на пришельца. Соединение этих двух реакций под общим названием «оборонительная» является, как нам кажется, довольно искусственным. По своему происхождению эти реакции, как мы полагаем, являются тоже различными. Во-первых,

пассивно-оборонительная реакция в той или другой форме свойственна всем животным, особенно она развита у диких. Та пассивно-оборонительная реакция, которая изучалась в настоящей работе, наиболее резко выражена по отношению к человеку, и мы полагаем, что она в какой-то степени могла быть обязана своим происхождением той гибридизации, которая иногда ведется между некоторыми породами собак и волком. Основной наш генетический материал базировался на немецких овчарках, так как среди них наиболее часто встречаются трусливые собаки.

И именно немецкие овчарки наиболее часто скрещиваются с волками (в нашем генетическом материале нам пришлось встретиться с несколькими собаками, которые были недалекими потомками волка). Во-вторых, трусость может быть приобретена во время индивидуальной жизни животного в результате неблагоприятных условий воспитания собак.

Что касается активно-оборонительной реакции в той форме, в какой она встречается у собак, то, по всей вероятности, она возникла в результате искусственного отбора как полезного для человека

признака собак. Если, действительно, эти реакции поведения различны по своему происхождению, то можно ожидать и их независимого наследования. Наш генетический материал, хотя и не может ответить полностью на этот вопрос, все же говорит о большой вероятности независимого наследования этих признаков. Возникновение злобно-трусливых особей (родословные № 2, 4, 9 на рис. 3-5) при скрещивании злобной с трусливой собакой легче всего объясняется при допущении независимого наследования этих двух признаков. Расщепление в потомстве

злобно-трусливых особей при скрещивании с собаками различного поведения на злобных, злобно-трусливых и трусливых (родословные № 4, 9, 3, 7, 8 на рис. 4-8) говорит также о независимом наследовании данных реакций.

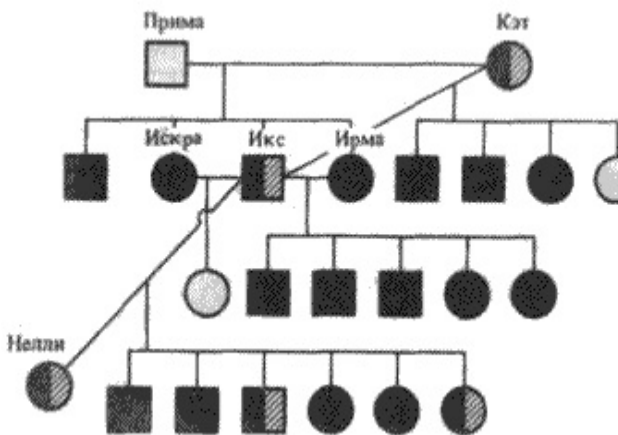


Рис. 8. Родословная № 8

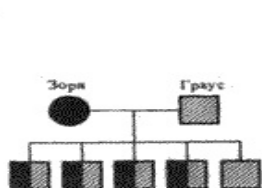


Рис. 3. Родословная № 2

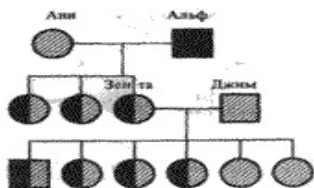


Рис. 4. Родословная № 4

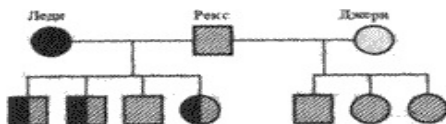


Рис. 5. Родословная № 9

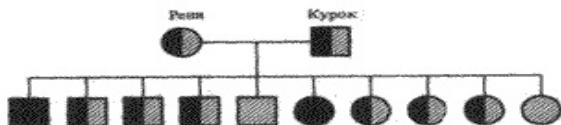


Рис. 6. Родословная № 3

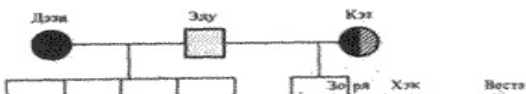


Рис. 7. Родословная № 7

**ОПЫТЫ ПО
ИСКУССТВЕННОМУ**

ИЗМЕНЕНИЮ ВОЗБУДИМОСТИ

Как уже было сказано, мы предположили, что резкое проявление пассивно-оборонительной реакции у гибридов лаек и немецких овчарок возникает в результате сочетания этой реакции с повышенной возбудимостью собаки. У гилацких лаек эта реакция не проявляется ввиду малой их возбудимости. Итак, согласно принятой рабочей гипотезе, проявление данной реакции поведения зависит от степени общей

возбудимости животного. По-видимому, можно ожидать усиления ее выражения при искусственном повышении возбудимости собаки и ее проявления, если она не находит своего выражения, из-за малой возбудимости животного (что имело место, согласно нашему предположению, с пассивно-оборонительной реакцией у гилацких лаек).

В качестве вещества, повышающего возбудимость, был применен кокаин, инъецируемый в дозе 0,0025 на 1 кг веса собаки. Изменение в поведении собак начиналось через 20-30 мин после

инъекции и продолжалось около 1 ч, после чего бесследно проходило.

Вначале для проверки возбуждающего действия кокаина были взяты сильно— и средневозбудимые собаки, не обладающие оборонительными реакциями. У этих собак инъекция кокаина должна была повысить только общую возбудимость, так как, согласно нашей рабочей гипотезе, если бы у них были оборонительные реакции, они выявились бы уже при нормальной возбудимости.

В табл. 8 представлены результаты инъекции кокаина. Во всех случаях, кроме последнего, в

котором собака после инъекции
впала как бы в каталептическое
состояние, наблюдалось усиление
проявления возбудимости собак,
выражающееся в сильном
беспокойстве, лае, визге, бегании по
клетке, прыганий и т.п. После этих
опытов приступили к опытам с
гиляцкими лайками. Ожидалось, что
инъекция кокаина приведет к
повышению возбудимости и тем
самым, если верна принятая рабочая
гипотеза, к проявлению пассивно-
оборонительной реакции. К
сожалению, ко времени, когда
ставились эти опыты, 2 из 3
гиляцких лаек, взятых для

гибридизации, погибли. Но в моем распоряжении еще были сука гиляцкой лайки, по своему поведению подобная тем, которые использовались для гибридизации, и ее потомок от скрещивания с зырянской лайкой, по своему поведению тоже очень близкий к гиляцким лайкам. Все эти три собаки были мало возбудимые, флегматичные животные.

Таблица 8. Результаты

инъекции кокаина возбудимым собакам

№ п/	Кличка	Пол	Порода	Поведение
---------	--------	-----	--------	-----------

п				инъекц
1	Тока	сука	Беспородная	Возбуди
2	Ролан	коб.	Немецкая овчарка	«
3	Фрина	сука	То же	«
4	Качо	коб.	«	«
5	Бур	коб.	«	«
6	Икча	сука	«	«
7	Хиворка	сука	«	«
8	Кармен	сука	«	«
9	Сос	коб.	Зырянская лайка	Средне возбуди
10	Сильва	сука	Немецкая овчарка	Возбуди

В табл. 9 приведены данные с результатом инъекции кокаина этим собакам. Проявление пассивно-оборонительной реакции у этих 3 собак и у № 1, Чавркин в особенности, полностью совпало с ожидаемым. Инъекция кокаина привела к повышению возбудимости и тем самым дала возможность проявлению пассивно-оборонительной реакции, которая до этого находилась в скрытом состоянии, о которой можно было предполагать только на основании полученного потомства.

Таблица 9. Результаты инъекций кокаина гиляцким лайкам

№ п/ п	Кличка	Пол	Порода	Поведени до инъекции
1	Чавркин	коб.	Гиляцкая лайка	Мало возбудим, нетрусли
2	Чангуш	сука	То же	То же
			Гибрид	

3	Ингуш	коб.	гиляцкой и зырянской лайки	«
---	-------	------	-------------------------------------	---

Дальнейшие опыты по проверке рабочей гипотезы были поставлены на собаках, у которых в той или другой степени проявлялась пассивно-оборонительная реакция.

Инъекция кокаина этим собакам должна была привести к повышению возбудимости и тем самым к усилению выражения пассивно-оборонительной реакции. В табл. 10 приведены данные по инъекции кокаина собакам с пассивно-оборонительной реакцией. У собак, кроме № 7, пассивно-оборонительная реакция после инъекции кокаина начала проявляться резче, что и ожидалось, согласно принятой рабочей гипотезе.

Таблица 10. Результаты инъекции кокаина трусливым собакам

--	--	--	--	--

№ п/ п	Кличка	Пол	Порода	Поведение инъекции
1	Зюд	коб.	Гибрид	Труслив
2	Полька	сука	Зырянская лайка	То же
3	Буско	коб.	Ненецкая лайка	«
4	Байдык	коб.	То же	«
5	Пано	коб.	То же	«
6	Найда	сука	Зырянская лайка	Незначите. труслива
7	Паруш	сука	Гиляцкая лайка	Труслива

Итак, проведенные опыты показали, что повышение возбудимости инъекцией кокаина ведет к проявлению пассивно-оборонительной реакции, находящейся в скрытом состоянии, а также к усилению ее выражения в том случае, если она имеется у собаки.

В дальнейшей работе возник вопрос: является ли такое взаимоотношение между пассивно-оборонительной реакцией и общей возбудимостью специфическим только для пассивно-оборонительной реакции или оно имеет место также и для других реакций поведения.

С целью проверки этого были поставлены опыты с инъекцией кокаина активно-оборонительным собакам.

Таблица 11. Результаты инъекции кокаина активно-оборонительным собакам

№ п/п	Кличка	Пол	Порода	Поведение до инъекции
1	Мишка	коб.	Зырянская лайка	Злобна
2	Тарзан	коб.	Немецкая овчарка	То же
3	Цыганка	сука	То же	«

4	Рекс	коб.	«	«
---	------	------	---	---

В табл. 11 приведены данные с инъекцией кокаина активно-оборонительным собакам. Как видно, повышение возбудимости ведет, как и в случае с пассивно-оборонительной реакцией, к усилению проявления активно-оборонительного рефлекса.

Таким образом, если дальнейшие исследования подтвердят получившиеся данные, можно будет говорить о том, что степень проявления безусловного рефлекса является функцией общей возбудимости животного, т.е. для того, чтобы проявилась реакция

поведения, необходима определенная степень возбудимости, без которой последняя не проявляется.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ПАССИВНО- ОБОРОНИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИЕЙ И ВОЗБУДИМОСТЬЮ

Инъекция кокаина трусливым собакам приводила к значительной заторможенности их поведения. Говорить о том, что у трусливых

особей произошло усиление возбудимости, можно было только по аналогии с нетрусливыми собаками.

В школе Павлова трусость связывается со слабым типом нервной деятельности. Розенталь считает, что собаки со слабым типом не могут изжить «детский» рефлекс осторожности и потому остаются на всю жизнь трусливыми. В то же время у этих собак слабого типа кофеин не повышает возбудимости, как это наблюдается у собак сильного типа, а понижает его. «При сильном типе определенная доза кофеина повышает эффект раздражительного процесса, при

слабом она же понижает его, заводя за предел работоспособности клетки» (Павлов, 1938. С. 666). На основании этих данных можно было предположить, что и кокаин также вызывает у собак со слабым типом нервной деятельности (у которых и без того проявляется трусость) не возбуждение, а торможение; это торможение выражается в усилении пассивно-оборонительной реакции. Ниже рассматривается вопрос, происходит ли после инъекции кокаина у пассивно-оборонительных собак повышение или понижение возбудимости при усиливающейся трусости.

МЕТОДИКА

Работа с определением возбудимости у трусливых собак в лабораторной обстановке весьма затруднена. Уже сам факт привода пассивно-оборонительной собаки в лабораторию вызывает торможение нормального поведения животного. Эта заторможенность поведения собаки в лабораторной обстановке ввела в заблуждение даже Павлова, когда он считал всех трусливых собак тормозными. Поэтому для разрешения поставленной мной задачи, т.е. измерения возбудимости у трусливых собак, необходимо было

избежать этого затруднения.

Как указывал Павлов, первые сомнения в том, что все трусливые собаки должны быть отнесены к тормозному типу, зародились уже на основании внешнего поведения таких животных, но в привычной для них обстановке. Ввиду этого я счел единственно возможным способом производить измерение возбудимости у трусливых собак в привычной для них обстановке. Необходимо было также, чтобы регистрация возбудимости производилась автоматически в отсутствие людей, одно присутствие которых вызывает у пассивно-

оборонительной собаки
заторможенность всего ее
нормального поведения. Но возникал
вопрос, каким образом производить
регистрацию возбудимости собак?

Павлов характеризует
возбудимых особей на основании
моторики, подвижности этого типа
собак. При инъекции кокаина
собакам без пассивно-
оборонительной реакции я наблюдал
у них именно усиление двигательной
возбудимости. Поэтому я решил
измерять степень возбудимости
путем учета количества движений,
которые собака делает за
определенный отрезок времени.

В качестве прибора, регистрирующего подвижность собаки, мной был применен автоматический счетчик-шагомер, при помощи которого учитывается моторное отражение возбудимости собаки. Всякое движение, произведенное собакой, отмечается при помощи подвешенного на нее шагомера. Конечно, изменения в моторике, которые учитывались мной, не являются абсолютными отражениями возбудимости, но они являются во всяком случае некоторыми показателями тех изменений, которые в ней происходят. Методика измерения

двигательной возбудимости при помощи шагомеров вполне отвечала моим требованиям, так как собака с повешенным на нее шагомером остается в своем обычном помещении при полном отсутствии каких-либо раздражителей, которые могли бы вызвать у нее пассивно-оборонительную реакцию.

Опыты с инъекцией кокаина проводились следующим образом. Сначала проводилось описание оборонительного поведения собак, затем на 1 ч вешался на собаку шагомер, после этого делалась инъекция фармакологического вещества. После начала действия

этого вещества снова производилось соответствующее описание поведения собаки и на 1 ч на нее вешался шагомер. Сравнение показателей шагомера до и после инъекции показывает происшедшие изменения в возбудимости собаки. Пока на собаках висят шагомеры и производится соответствующее описание их оборонительного поведения, они находятся в своих обычных помещениях.

При работе с инъекцией какого-либо вещества всегда может возникнуть законное опасение, что сама инъекция произвела определенное изменение в

поведении собак. Для проверки этого были поставлены опыты с инъекцией физиологического раствора. Однако сделанные опыты с инъекцией физиологического раствора показали, что сама инъекция ни к каким изменениям в поведении собак не приводит. Эти данные приведены в табл. 12. Как видно, инъекция физиологического раствора не отражается на поведении собак. Колебания в показателях шагомера, которые наблюдаются после инъекции физиологического раствора, являются чисто случайными, так как отклонения происходят в обе стороны от

показаний шагомера, полученных до инъекции.

Таблица 12. Результаты инъекции физиологического раствора

№ п/ п	Кличка	Пол	Порода	До инъе
				Показате шагомер за 1 ч
1	Леди	сука	Немецкая овчарка	1100
2	Сильва	сука	То же	1500
3	Джим	коб.	То же	550

4	Гера	сука	«	6900
5	Айша	сука	Туркменская овчарка	70
6	Ара	сука	Немецкая овчарка	800
7	Джима	сука	То же	1050
8	Ада	сука	«	5300
9	Лиман	коб.	«	800
10	Джек	коб.	Метис	750
11	Рокс	коб.	Немецкая овчарка	790
12	Грей	коб.	То же	7500
13	Асхари	сука	«	1200
14	Аллюр	коб.	«	1200
15	Нелли	сука	«	2500

ОПЫТЫ

Прежде чем приступить к опытам с инъекцией кокаина пассивно-оборонительным собакам, были произведены эксперименты с собаками, в нормальном поведении которых отсутствовала трусость. Цель этого опыта — выяснить изменение двигательной возбудимости после инъекции кокаина у собак без пассивно-оборонительной реакции.

Опыты были поставлены на 12 собаках. Инъецируемая доза была такой же, как и в предыдущих

опытах, – 0,0025 г на 1 кг веса собаки. Эти данные приведены в табл. 13. Из этой таблицы видно, что в инъекцируемой дозе кокаин привел у подавляющего большинства собак к повышению их двигательной возбудимости.

Таблица 13. Результаты инъекции кокаина собакам без пассивно-оборонительной реакции

№ п/ п	Кличка	Пол	Порода	До инъе
				Показат шагомер за 1 ч

1	Гера	сука	Немецкая овчарка	650
2	Казбек	коб.	То же	600
3	Верный	коб.	«	400
4	Дези	сука	«	400
5	Леди	сука	«	400
6	Альт	коб.	«	490
7	Люмб	коб.	«	700
8	Билль	коб.	«	700
9	Дина	сука	Туркменская овчарка	400
10	Айша	сука	То же	230
11	Пахта	сука	«	850
12	Кадо	коб.	Гибрид	350

Опыты с инъекцией кокаина (0,0025 г на 1 кг веса) собакам, в нормальном поведении которых проявлялась пассивно-оборонительная реакция (у некоторых из собак этой серии, помимо трусости, проявлялась также активно-оборонительная реакция), были поставлены на 18 собаках. Эти данные приведены в табл. 14. Инъекция кокаина собакам, у которых имеется пассивно-оборонительная реакция, привела, с одной стороны, к усилению их пассивно-оборонительной реакции, а с другой — к увеличению возбудимости.

Таблица 14. Результаты

инъекции кокаина собакам с пассивно-оборонительной реакцией

№ п/ п	Кличка	Пол	Порода	До инъекции
				Показатель шагомера за 1 ч
1	Ада	сука	Немецкая овчарка	3000
2	Джима	сука	То же	350
3	Аста	сука	«	400
4	Лиман	коб.	«	1400
5	Акция	сука	«	700
6	Арка	сука	«	370

7	Альма	сука	«	3000	«
8	Крок	коб.	«	550	«
9	Ара	сука	«	280	«
10	Ампер	коб.	«	1300	«
11	Джилда	сука	«	1400	«
12	Нелли	сука	«	1700	«
13	Аму	сука	«	1300	«
14	Рокс	коб.	«	350	«
15	Алюр	коб.	«	250	«
16	Леди	сука	«	850	«
17	Сильва	сука	«	2800	«
18	Ком	коб.	Гибрид	7400	«

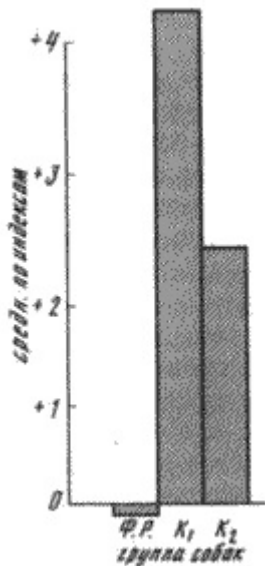


Рис. 9. Средние, вычисленные по индексам показателей шагомеров для собак после инъекций

физиологического раствора (ф.р.) и кокаина (собакам без пассивно-оборонительной реакции K₁ и собакам с пассивно-оборонительной реакцией K₂)

На оси ординат – средние по индексам; на оси абсцисс – группа собак

Результаты всех 3 серий опытов сведены на рис. 9, на котором представлены средние, вычисленные по индексам. Индексы представляют собой отношение разницы (между опытными и контрольными величинами показателей шагомеров * к контрольным величинам показателей шагомера. На рисунке

ясно видно повышение возбудимости как у трусливых, так и у нетрусливых собак после инъекции кокаина по сравнению с собаками, которым инъецирован физиологический раствор.

Итак, эти данные отвечают на поставленный вопрос: несмотря на то, что инъекция кокаина приводила у подавляющего большинства собак к усилению трусости, одновременно повышалась и их возбудимость. Таким образом, усиливающаяся трусость после инъекции кокаина не является результатом наступающего у собак торможения. Эти данные лишний раз подтверждают

правильность мнения Павлова в последние годы его жизни, когда он отказался от противопоставления трусливых собак возбудимым. Приведенные опыты не только указывают на то, что трусость нельзя противопоставлять возбудимости, а, наоборот, указывают на то, что повышение возбудимости приводит к усилению трусости.

* Опытные показатели шагомеров, полученные после инъекции; контрольные показатели шагомеров, полученные до инъекции.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ

УСЛОВИЙ НА ПАССИВНО- ОБОРОНИТЕЛЬНУЮ РЕАКЦИЮ

Чрезвычайно трудным и в то же время исключительно важным моментом в изучаемом вопросе является зависимость оборонительных реакций от внешних условий. Последнее десятилетие дало ряд блестящих работ, свидетельствующих о той огромной роли, какую играет среда при фенотипическом выражении и

проявлении ряда соматических признаков. Тем с большим правом можно ожидать влияния среды на формирование признаков поведения, зная их исключительно большую зависимость от условий существования. Согласно данным И.П. Павлова, весь комплекс поведения животных можно разбить на две резко друг от друга отделяющиеся группы: условных и безусловных рефлексов. Первые всецело обуславливаются средой, какова же зависимость последних от внешних условий, остается малоизученным. В настоящей работе стояло два вопроса: во-первых, в

какой мере имеем мы дело с врожденной и в какой мере с приобретенной оборонительной реакцией у собак обследованного материала и, во-вторых, каково влияние среды на врожденные оборонительные рефлексy.

Данные школы Павлова свидетельствуют о возможности выработки у собак условных пассивно-оборонительных рефлексов по отношению к различным раздражителям. Мы изучали пассивно-оборонительную реакцию собаки по отношению к человеку, и такого рода условная реакция, конечно, тоже может выработаться.

Это будет один тип пассивно-оборонительного поведения, обусловленный исключительно внешней средой.

Другой тип пассивно-оборонительной реакции, тоже всецело зависящей от внешних условий, описанный Выржиковским, Майоровым (1933), возникает у собак при изолированном воспитании. Эти исследователи, распределив щенков двух пометов на две группы, воспитывали одну группу в изолированных от окружающего мира условиях, а другую – на свободе, где щенки тесно соприкасались с окружающей

обстановкой. Результатом такого воспитания оказалось резкое различие в поведении собак обеих групп. Воспитанные на свободе не проявляли пассивно-оборонительной реакции, а собаки, воспитанные в изолированных условиях, проявляли ее в резко выраженной степени как по отношению к людям, так и ко всей новой обстановке, за исключением того помещения, в котором они воспитывались.

Наблюдения над щенятами и работы Розенталя привели авторов к выводу о большом сходстве поведения «заклученных» собак со щенками. На основании этого они

приходят к выводу, что «наши» заключенные собаки, несмотря на свой более чем двухлетний возраст, сохранили щенячий тип поведения».

Эти два типа трусости (условный пассивно-оборонительный рефлекс и щенячья пассивно-оборонительная реакция) всецело обуславливаются той средой, в которой воспитываются и живут собаки.

Теперь возникает вопрос: встречались ли мы, изучая реакции поведения, с приобретенными типами трусости и в какой мере это могло отразиться на картине исследования?

Безусловно, при сборе генетического материала мы могли столкнуться с приобретенной пассивно-оборонительной реакцией, что в значительной степени могло исказить картину наследования.

Собаки, воспитанные в питомниках, при существующих методах воспитания имеют благоприятные условия для сохранения у них щенячьей трусости. В то же время их родители, часто воспитанные и живущие уже в питомниках, могут быть по той же причине трусливыми. И это, безусловно, могло исказить действительную картину

наследования трусости. Но в то же время постоянно наблюдается и то, что щенки, воспитанные в питомниках при совершенно одинаковых условиях, оказываются резко различными по трусости, и это, очевидно, обуславливается наследственностью.

О том, что мы имели дело в ряде случаев с врожденной пассивно-оборонительной реакцией, говорит также тот факт, что среди различных пород чрезвычайно различна частота проявления пассивно-оборонительной реакции. Так, например, среди частновладельческих доберман-

пинчеров я почти не встречал собак с пассивно-оборонительной реакцией, в то время как среди тех же частновладельческих немецких овчарок около 20-30 % трусливых собак. Совершенно невозможно допустить, чтобы немецкие овчарки московских любителей в массе находились в худших условиях, чем доберман-пинчеры у тех же московских любителей. Но это различие вполне объяснимо при допущении различной наследственной основы их нервной деятельности. Если бы в нашем генетическом материале, который собран главным образом на

немецких овчарках, часто встречались собаки с приобретенной трусостью, то и в популяции доберман-пинчеров должны были бы встречаться трусливые особи, чего на самом деле нет.

Итак, эти факты вместе с нашим генетическим материалом свидетельствуют, что в ряде случаев мы имеем дело с врожденными реакциями поведения, но вопрос о том, в какой степени они определяются влияниями внешних условий, остается открытым, так как эта важная проблема мало изучена. Учесть со всеми деталями многообразные условия, в которых

находился весь наш генетический материал, совершенно невозможно. Но всех обследованных нами собак можно разделить по условиям содержания на две большие группы: собак, воспитанных и содержащихся в питомниках, и собак, содержащихся у частных лиц. Безусловно, в обоих случаях воспитание и содержание собак различаются. В питомниках собаки меньше соприкасаются с внешним миром и с посторонними людьми, чем при содержании у частных лиц. Сопоставляя между собой собак с пассивно-оборонительной реакцией этих двух групп, постоянно удастся наблюдать,

что у особей, воспитанных в питомниках, пассивно-оборонительная реакция выражена значительно ярче, чем у частновладельческих собак, и в питомниках воспитываются чаще трусливые собаки.

Сильные раздражители вызывают у трусливых собак на некоторое время усиление выражения их пассивно-оборонительной реакции. Эти данные говорят также о том, что имеющаяся у собаки пассивно-оборонительная реакция зависит в своем проявлении от внешних условий. Итак, эти данные

указывают, что выражение пассивно-оборонительной реакции зависит от тех внешних условий, в которых находится собака.

Мы рассмотрели исключительно зависимость от внешних условий пассивно-оборонительной реакции, не затрагивая вопроса относительно активно-оборонительной реакции, так как ни в литературе, ни у нас нет достаточных данных для возможности более детального рассмотрения этого вопроса. Укажем только на хорошо известный факт, что собаки, обладавшие активно-оборонительной реакцией, при соответствующем воспитании

(дрессировке) очень усиливают проявление этой реакции, и наоборот, имеются наблюдения практиков, что если у собаки нет злобности, никакое воспитание часто не может ее вызывать в противоположность трусости, которую можно вызвать у любой собаки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким, образом, окончательная и полная реализация оборонительных признаков поведения, согласно приведенным выше данным,

происходит в каждый момент жизни собаки под влиянием следующих компонентов: 1) наличия врожденной или приобретенной во время индивидуальной жизни реакции; 2) действия специфического внешнего раздражителя; 3) наличия определенной степени возбудимости.

Это отличие описываемых признаков поведения от морфологических признаков не является принципиальным. Вся разница заключается в том, что развитие морфологического признака оказывается обычно зафиксированным на определенном

отрезке онтогенеза, в то время как осуществление признаков поведения происходит многократно заново при наличии раздражителя, их вызывающего. Фенокритическим пунктом данных признаков поведения может стать каждый момент жизни животного, в который действует внешний раздражитель. В морфологическом признаке в большинстве случаев, даже если его развитие и всецело обуславливается влиянием внешних условий, он необратимо фиксируется в единственный фенокритический момент.

Согласно точке зрения Геккера

(Haecker, 1916, 1925), признаки, имеющие неавтономное и позднее онтогенетическое развитие, имеют свое неполное выражение. Признаки, изучаемые в настоящей работе, имеют наиболее позднюю свою реализацию, происходящую в момент действия специфического раздражителя и наличия остальных перечисленных выше условий. Таким образом, данные признаки должны иметь, согласно мнению Геккера, неполное выражение и обусловленное этим нечеткое наследование. И действительно, для того чтобы было возможно наблюдать наследование

оборонительных рефлексов, нам пришлось собирать генетический материал только на повышенно возбудимых собаках, чтобы исключить возможность не проявления оборонительной реакции мало возбудимых животных.

Хотя это мероприятие позволило констатировать наличие данного рефлекса, наблюдалось большое различие в выражении изучаемых реакций поведения (обусловленное, вероятно, в первую очередь различными условиями воспитания) как между однопометниками, так и между родителями и потомками. Все это говорит о том, что изучаемые

признаки поведения имеют неполное выражение, малую экспрессию (Тимофеев-Ресовский), обусловленную комплексной зависимостью их развития.

Настоящая работа является начальной в разрешении сложного вопроса о наследственном осуществлении признаков поведения. На основании приведенного здесь материала можно, как нам кажется, с большей вероятностью говорить о правильности принятой рабочей гипотезы. Работа, проведенная в трех указанных выше направлениях для ее доказательства, дала положительные

результаты, подтверждающие друг друга. Но для полного доказательства выставленных в ней положений понадобится, быть может, еще длительная работа.

Старые зоопсихологические методы отступили перед точным физиологическим экспериментом И.П. Павлова и его школы, но этот метод, давший колоссальные результаты, является не единственным. Школа Павлова рассматривает взаимоотношения отдельных компонентов поведения взрослого, сложившегося животного, не зная генетического происхождения тех или других

особенностей подопытного животного. Генетический анализ позволяет глубже проникнуть в сущность явлений тех или других особенностей поведения, так как дает возможность наиболее четко дифференцировать отдельные прирожденные реакции поведения друг от друга и рассмотреть их взаимодействие в различных соотношениях.

КРУШИНСКИЙ Л.В.

Родился 16 июня 1911 г., Москва.

Умер 25 мая 1984 г., Москва.

Специалист в области генетики и фенотипики, физиологии и

этологии.

Член-корреспондент по
Отделению общей биологии (общая
биология) с 26 ноября 1974 г.